Populációdinamikai rendszerek elméleti és számítógépes stabilitásvizsgálata

Doktori (Ph.D.) értekezés tézisei

Dénes Attila

Témavezető:
Dr. Hatvani László
egyetemi tanár

Matematika és Számítástudomány Doktori Iskola
Szegedi Tudományegyetem
Természettudományi és Informatikai Kar
Bolyai Intézet

2011

1. Bevezetés

A biológiai populációk méretének és összetételének időbeli változását modellező populációdinamika több évszázados múltra tekint vissza, és fejlődése különösen felgyorsult a számítógépes szimulációk lehetőségének megjelenésével.

A disszertációban két populációdinamikai modell stabilitási és bifurkációs tulajdonságait tanulmányozzuk, illetve ismertetünk egy dinamikus rendszerek attraktorainak számítására szolgáló algoritmust és az algoritmust megvalósító számítógépes programot, amelyet a két modell vizsgálatához alkottunk meg. Az értekezés a szerző következő publikációin alapul:

- Dénes, A., Neimark–Sacker bifurcation in a discrete dynamical model of population genetics, *Electronic Journal of Qualitative Theory of Differential Equations, Proc. 8th Coll. Qualitative Theory of Diff. Equ.*, No. 6. (2008), 1–10.
- Dénes, A., Hatvani, L., Stachó, L. L., Eventual stability properties in a non-autonomous model of population dynamics, *Nonlinear Analysis* **73** (2010) 650–659.
- Dénes, A., Makay, G., Attractors and basins of dynamical systems, *Electronic Journal of Qualitative Theory of Differential Equations*, No. 20. (2011), 1–11.

A tézisfüzetben található jelölések és számozások megegyeznek a disszertációban használtakkal.

2. A Tusnády-modell

Biológiai alapok

Az élőlények sejtjeinek genetikai információit a *kromoszómák* tárolják. A kromoszómák szakaszait, amelyek a különböző tulajdonságokat meghatározzák, *géneknek* nevezzük, ezek különböző változatait *alléloknak*, a kromoszómán belül elfoglalt helyüket pedig *lókusznak*. A *genotípust* az adott sejtben jelen lévő két allél határozza meg. A genotípusok eloszlását elsősorban a *szelekció*, a *mutáció* és a *rekombináció* határozza meg. A szelekció azt jelenti, hogy különböző genotípusú egyedeknek különböző esélye van utódok létrehozására. A sejtosztódáskor a kromoszómák másolása nem mindig tökéletes: bizonyos szakaszok megváltozhatnak, kicserélődhetnek. Ezt a jelenséget nevezzük mutációnak. A rekombináció során a kromoszómapárok egyes génjei cserélődnek ki.

A modell

Tusnády Gábor egy olyan diszkrét populációdinamikai modellt alkotott meg, amely az ivarsejtek eloszlásának változását írja le generációról generációra a szelekció, a mutáció és a rekombináció figyelembevételével. Jelölje $x_k(r)$ az k-adik ivarsejt arányát az r-edik generációban. A modellt leíró differenciaegyenlet-rendszer a következő alakú:

$$x_k(r+1) = \frac{\sum_{i,j=1}^{n} a(i,j,k)x_i(r)x_j(r)}{\sum_{i,j,k=1}^{n} a(i,j,k)x_i(r)x_j(r)},$$

ahol az $a(i,j,k)$ paraméterek magukban foglalják a szelekciót, a mutációt és a rekombinációt is.

A disszertáció 2. fejezetében ezt a modellt vizsgáljuk egy lókusz és négy allél esetén. Tusnády Gábor a leképezés iterációjával kapott sorozatok torlódási pontjait vizsgálta, és számítógépes kísérletezéssel talált olyan eseteket, amelyekben a rendszer attraktora nem egy pont (vagyis az eloszlások között nem áll be dinamikus egyensúly), hanem periodikus pálya, sőt, valamilyen kaotikus halmaz. Tusnády Gábor azt kérdezte, hogy törvényszerű-e ez a jelenség, vagy esetleg csak a numerikus közelítés hibájából adódik. Hatvani László, Toókos Ferenc és Tusnády Gábor [6]-ban megmutatta, hogy a folytonos esetben tapasztalható hasonló jelenség magyarázata egy Hopf-bifurkáció.

Neimark–Sacker-bifurkáció

Tusnády Gábor a fenti jelenséget számítógépes vizsgálatok során az alábbi rendszerben tapasztalta:

$$x(r+1) = \begin{pmatrix} \frac{2084x_2x_4}{38x_1x_2+414x_2^2+2156x_1x_3+18x_2x_3+2100x_2x_4+226x_3x_4} \\ \frac{16x_2x_4+226x_3x_4}{38x_1x_2+414x_2^2+2156x_1x_3+18x_2x_3+2100x_2x_4+226x_3x_4} \\ \frac{38x_1x_2+18x_2x_3}{38x_1x_2+414x_2^2+2156x_1x_3+18x_2x_3+2100x_2x_4+226x_3x_4} \\ \frac{414x_2^2+2156x_1x_3}{38x_1x_2+414x_2^2+2156x_1x_3+18x_2x_3+2100x_2x_4+226x_3x_4} \end{pmatrix} \tag{3.1}$$

A dolgozatban megmutatjuk, hogy a periodikus megoldások általa tapasztalt megjelenése törvényszerű, éspedig Neimark–Sacker-bifurkációnak köszönhető. A rendszert először a 4. fejezetben ismertetett attraktorszámító program segítségével vizsgáltuk. A $p = a(2,4,2) = a(4,2,2)$ paraméter értékének változtatásakor kapott ábrák Neimark–Sacker-bifurkációra utalnak: a rendszer stabil fixpontjából zárt görbe keletkezik, míg a fixpont instabillá válik. Azt a jelenséget, amikor a paraméter kis változtatására is lényegesen megváltozik a dinamika, bifurkációnak nevezzük. A Neimark–Sacker-bifurkáció a következőt jelenti:

3.4. Definíció. *Tekintsünk egy paraméterfüggő diszkrét dinamikus rendszert:*

$$x_{r+1} = F(x_r, \alpha), \quad F : \mathbb{R}^n \times \mathbb{R} \to \mathbb{R}^n,$$

ahol F sima x-ben és α-ban is. Legyen $x = x_0$ a rendszer nemhiperbolikus fixpontja $\alpha = \alpha_0$-ra. Azt a jelenséget, amikor α változtatásakor a $\partial F/\partial x(x_0, \alpha)$ Jacobi-mátrix sajátértékei áthaladnak az origó körüli egységkörön, Neimark–Sacker-bifurkációnak *nevezzük.*

Az 1. fejezet fő eredménye a következő tétel:

3.5. Tétel. *A (3.1) Tusnády-rendszer a* $p = 139{,}455$ *paraméterértéknél szuperkritikus Neimark–Sacker-bifurkáción megy keresztül, azaz egy stabil fixpontból egy stabil invariáns zárt görbe bifurkálódik, miközben a fixpont instabillá válik.*

A p paraméter értékének változtatásával a Jacobi-mátrix komplex sajátértékpárja áthalad az egységkörön. Ennek a komplex sajátértékpárnak megfelel a fixpont kétdimenziós instabil sokasága. Az invariáns zárt görbe ezen az instabil sokaságon jelenik meg. Annak igazolásához, hogy e paraméterértéknél bifurkáció történik, be kell látnunk, hogy a rendszer teljesít bizonyos nemelfajulósági feltételeket. [9] alapján ismertetjük az eljárást, amellyel igazolhatjuk a rendszer nemelfajulóságát. Először kétdimenziós rendszerekre mondjuk ki az általános Neimark–Sacker-bifurkációról szóló tételt. Magasabb dimenziós rendszereknél lényegében ugyanaz történik, mint két dimenzióban: létezik egy kétdimenziós invariáns sokaság, amelyen a rendszer bifurkáción megy át, a sokaságon kívül pedig a rendszer viselkedése „triviális”, mert ott nincs bifurkáció. A disszertációban ismertetünk egy módszert, amelynek segítségével – a Jacobi-mátrix és transzponáltja sajátértékeit felhasználva – a rendszert levetíthetjük a kritikus sajátaltérbe. Végül az eljárás lépéseit követve belátjuk a 3.5. tétel állítását.

3. Dinamikus rendszerek attraktorainak számítógépes vizsgálata

A 3. fejezetben ismertetett modell vizsgálatához szükségünk volt egy olyan programra, amellyel dinamikus rendszerek attraktorait és azok medencéit lehet kiszámítani és ábrázolni. A korábbi, dinamikus rendszerek vizsgálatára szolgáló programcsomagok (pl. [8], [13]) azonban általában nem rendelkeznek ilyen eljárással, vagy algoritmusuk pontatlanságokhoz vezethet, illetve a programok régen készültek, így ma már nehezen használhatóak.

Ezért szükségünk volt egy új, az eddigieknél pontosabb algoritmusra és az algoritmus alapján készült programra, amelynek segítségével tetszőleges dimenziójú dinamikus rendszer attraktorait tudjuk ábrázolni.

Új algoritmusunk a *Dynamics* programcsomag *Basins and Attractors* eljárásának lényeges továbbfejlesztése.

Az algoritmus működése

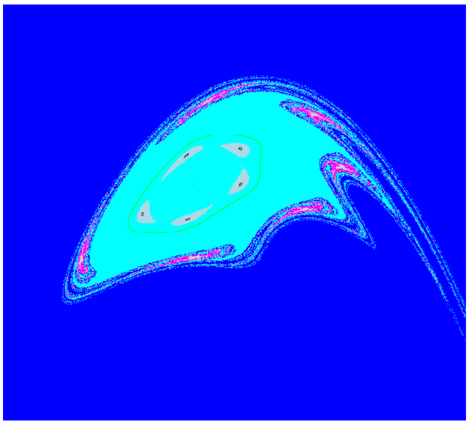
Az algoritmus alapelve a következő: a vizsgált n dimenziós térrészt felosztjuk egyenlő nagyságú n dimenziós téglatestekre, és mindegyik közepéből elindítunk egy trajektóriát. Minden lépésben megvizsgáljuk az aktuális ponthoz közel eső pontokat (vagyis azon pontokat, amelyek az aktuális ponttal azonos vagy szomszédos téglatestbe esnek), és amennyiben találunk olyan trajektóriát, amellyel aktuális pályánk bizonyos számú lépésen keresztül együtt halad (azaz megfelelő pontjaik azonos vagy szomszédos téglatestekbe esnek), akkor színt adunk a vizsgált pályának attól függően, hogy a közeli pont melyik trajektóriához tartozik:

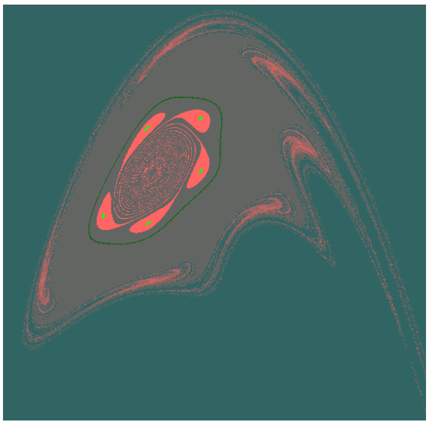
1. Ha az aktuális trajektória pontja, akkor ennek a trajektóriának a legkisebb, még nem használt páratlan színt adjuk, és eltároljuk, hogy melyik volt az a pont, amelyikhez először visszatértünk: ettől a ponttól kezdve fogjuk a trajektória pontjait az attraktor színével színezni. Annak érdekében, hogy ugyanazon attraktor különböző, egymástól távol levő részeit ne különböző attraktorokként kezeljük, minden újonnan megtalált attraktort megvizsgálunk: összehasonlítjuk a korábban talált attraktorokkal. Amennyiben elegendően sok egymáshoz közeli pontjuk van, leellenőrizzük, hogy ezek a pontok közel maradnak-e egymáshoz bizonyos számú iteráción keresztül. Ha van ilyen, korábban megtalált attraktor, akkor az aktuális trajektóriának e korábban talált attraktor és medencéje színét adjuk.
2. Ha nem az aktuális pálya pontja, akkor az aktuális trajektóriának a közeli pont trajektóriájának színét adjuk.

A fejezet végén néhány híres diszkrét dinamikus rendszer attraktorait bemutató ábrával szemléltetjük a program működését, és egy nevezetes példával illusztráljuk, hogy algoritmusunk olyan esetekben is pontos attraktorokat és medencéket tud rajzolni, amelyekben a korábbi algoritmusok pontatlan képeket szolgáltattak.

Djellit és Boukemara [2] az

$$x_1' = x_1 + 1{,}0025x_2 + 1{,}44x_1(x_1 - 1) - 0{,}1x_1x_2$$
$$x_2' = 1{,}0025x_2 + 1{,}44x_1(x_1 - 1) - 0{,}1x_1x_2$$


1.a. A Bogdanov-leképezés (*Dynamics*)


1.b. A Bogdanov-leképezés

Bogdanov-leképezés attraktorait és medencéit pontatlanul adták meg, és erre a rendszerre a *Dynamics* is pontatlan ábrát ad (1.a. ábra). A programunk által készített rajz (1.b. ábra) pontosan mutatja az attraktorokat és medencéiket: az origó körüli öt világoszöld pontból álló attraktor medencéje a *Dynamics* ábrája szerint egy öt szigetből álló halmaz, valójában azonban – ahogy azt a programunk által készített ábra mutatja – a szigetek által közrefogott részben is sűrű az attraktor medencéje. E terület a *Dynamics* rajzán az öt pontból álló attraktor körüli zöld zárt görbe medencéjéhez tartozik.

4. Egy nemautonóm populációdinamikai modell eventuális stabilitási tulajdonságai

A modell leírása

A disszertáció 5. fejezetében egy populációdinamikai modellel foglalkozunk. A modell a Tanganyika-tóban élő különleges halfajok (egy ragadozó és egy növényevő) és a növényevők táplálékául szolgáló növényzet mennyiségének változását írja le. A Tanganyika-tóban – a világon egyedülálló módon – aszimmetrikus fejű ragadozó halak élnek: a halak egy részének bal felé, másik részüknek jobb felé áll a szája [12]. A balra álló szájú halak többnyire balról, a jobb felé álló szájúak pedig jobbról támadják meg áldozatukat. Megfigyelték, hogy a zsákmányhalak megpróbálnak alkalmazkodni a jobbról, illetve balról érkező támadások eloszlásához: egy részük elsősorban a jobbról érkező támadásokra figyel, más részük pedig a balról érkezőkre. Stratégiájuk meglehetősen merev: egy adott példány egész életében ugyanazt a stratégiát követi.

Legyen $\mathcal{I}$ és $\mathcal{K}$ két (véges) indexhalmaz, melyek a ragadozók és a növényevők különböző csoportjait jelölik. Jelölje $n_i = n_i(t)$ az $i \in \mathcal{I}$ típusú növényevő halak számát a t időpillanatban. Hasonlóan, $m_k = m_k(t)$ jelöli a $k \in \mathcal{K}$ csoportba tartozó ragadozó halak számát a t időben.

A növények, a növényevő halak és a ragadozók által alkotott táplálékláncot a Nap látja el energiával. Feltesszük, hogy az energia állandó intenzitással áramlik, valamint azt is feltesszük, hogy a növények összmennyységének a napenergia hatására történő növekedése időegységenként C. A növényevő halak a növényeket fogyasztják: feltesszük, hogy egy w súlyú egyed $\alpha(w)$ mennyiséget eszik meg időegység alatt. Feltesszük, hogy mindegyik $i \in \mathcal{I}$ csoport azonos $w_i = w_i(t)$ súlyú növényevő egyedekből áll, valamint hogy a ragadozók tetszőleges $k \in \mathcal{K}$ csoportjába azonos $u_k = u_k(t)$ súlyú egyedek tartoznak. Jelölje $K = K(t)$ a növényzet összmennyiségét a t időpontban. A növényekre és a növényevő halakra eddig megadott feltételeinket a következő egyenlettel írhatjuk le:

$$\dot{K} = C - \sum_i n_i \alpha(w_i) K.$$

Feltesszük, hogy az egyéves fejlődési periódus alatt a ragadozó halak nem pusztulnak, azaz $m_k(t)$ konstans, a növényevők száma viszont csökken, hiszen a ragadozók táplálékául szolgálnak. Feltesszük, hogy a különböző csoportok eloszlása homogén a tóban, a támadások száma pedig a sűrűségükkel arányos, vagyis egységnyi idő alatt a k típusú ragadozók $\rho n_i m_k$ alkalommal támadják meg az i típusú növényevőket valamilyen ρ konstanssal. Feltesszük, hogy egy ilyen támadás során w súlyú, i típusú növényevőt $\beta^{(i,k)}(w, u)$ valószínűséggel eszik meg egy u súlyú, k típusú ragadozó. Tehát

$$\dot{n}_i = -\sum_k \rho \beta^{(i,k)}(w_i, u_k) n_i m_k.$$

Jelölje $\gamma(e, w)$ azt a súlyt, amellyel egy w súlyú növényevő gyarapodik e mennyiségű növény elfogyasztásával. A súlyt, amelyet egy növényevő egységnyi idő alatt evés nélkül veszít, $\tilde{\gamma}(w)$-vel jelöljük. Így

$$\dot{w}_i = \gamma(\alpha(w_i)K, w_i) - \tilde{\gamma}(w_i).$$

Mivel feltettük, hogy az egyéves fejlődési periódusban a ragadozók nem pusztulnak (csak a súlyuk változik):

$$\dot{m}_k = 0.$$

Jelölje $\delta(e,u)$ azt a súlyt, amellyel egy u súlyú ragadozó gyarapodik e mennyiségű zsákmány elfogyasztásával. A súlyt, amelyet egy ragadozó egységnyi idő alatt evés nélkül veszít, $\tilde{\delta}(w)$-vel jelöljük. Így

$$\dot{u}_k = \delta\left(\sum_i \rho\beta^{(i,k)}(w_i,u_k)w_i n_i m_k, u_k\right) - \tilde{\delta}(u_k).$$

A rendszer egyszerűsítések és átalakítások után a következő alakot ölti:

$$\begin{aligned} \dot{L} &= C - LG, \\ \dot{G} &= (L-\lambda(t))G. \end{aligned} \tag{5.4}$$

L a növényzet mennyiségének, G pedig a növényevő halak összmennyiségének felel meg.

Ennek az egyenletnek nincs egyensúlyi helyzete, létezik azonban határegyenlete:

$$\begin{aligned} \dot{L} &= C - LG, \\ \dot{G} &= (L-\lambda^*)G, \end{aligned} \tag{5.6}$$

és a határegyenletnek egyensúlyi helyzete a $(\lambda^*, C/\lambda^*)$ pont, ahol $\lambda^* = \lim_{t\to\infty}\lambda(t)$. Ilyen esetekben az ún. eventuális stabilitási tulajdonságokat (eventual stability properties, Yoshizawa [17]) szokták vizsgálni.

Tekintsük az alábbi differenciálegyenlet-rendszert:

$$\dot{x} = f(t,x), \tag{5.5}$$

ahol $f : \mathbb{R}^+ \times \Omega \to \mathbb{R}^n$, ahol $\mathbb{R}^+ = [0,\infty)$ és Ω az $\mathbb{R}^n$ nyitott részhalmaza; $0 \in \Omega$. Legyen $\|\cdot\|$ tetszőleges norma $\mathbb{R}^n$-ben. Tegyük fel, hogy minden $t_0 \geq 0$-ra és $x_0 \in \Omega$-ra az (5.5) egyenletnek létezik egyetlen $x(t) = x(t;t_0,x_0)$ megoldása, amely teljesíti az $x(t_0;t_0,x_0) = x_0$ kezdeti feltételt.

5.1. Definíció. $x = 0$ eventuálisan stabil pontja (5.5)*-nek, ha tetszőleges* $\varepsilon > 0$*-ra és* $t_0 \geq 0$*-ra létezik* $S(\varepsilon) \geq 0$ *és* $\delta(\varepsilon, t_0) > 0$ *úgy, hogy* $t_0 \geq S(\varepsilon)$*-ból és* $\|x_0\| < \delta(\varepsilon,t_0)$*-ból következik, hogy* $\|x(t;t_0,x_0)\| < \varepsilon$ *minden* $t \geq t_0$*-ra. Ha* $\delta = \delta(\varepsilon) > 0$ *független* t_0*-tól, akkor az eventuális stabilitás* egyenletes.

5.2. Definíció. $x = 0$ globálisan eventuálisan aszimptotikusan stabil pontja (5.5)*-nek, ha* $x = 0$ *eventuálisan stabil és minden megoldás nullához tart, ha* $t \to \infty$*.*

5.3. Definíció. $x = 0$ globálisan eventuálisan kvázi-egyenletesen aszimptotikusan stabil pontja (5.5)*-nek, ha bármely kompakt* $\Gamma \subset \Omega$ *halmazra és minden* $\gamma > 0$*-ra létezik* $S(\Gamma, \gamma)$ *és* $T(\Gamma, \gamma) > 0$ *úgy, hogy ha* $x_0 \in \Gamma$, $t_0 \geq S(\Gamma, \gamma)$ *és* $t \geq t_0 + T(\Gamma, \gamma)$, *akkor* $\|x(t; t_0, x_0)\| < \gamma$.

5.4. Definíció. $x = 0$ globálisan eventuálisan egyenletesen aszimptotikusan stabil pontja (5.5)*-nek, ha eventuálisan egyenletesen stabil és globálisan kvázi-egyenletesen aszimptotikusan stabil.*

Fő eredmény

5.5. Tétel. $(\lambda^*, C/\lambda^*)$ *globálisan eventuálisan egyenletesen aszimptotikusan stabil pontja* (5.4)*-nek.*

A tétel bizonyításánál felhasználjuk a határegyenletek elméletét.

Az $x^* \in \overline{\Omega}$ pontot az (5.5) egyenlet x megoldása *pozitív határpontjának nevezzük*, ha létezik olyan $\{t_j\}$ sorozat, amelyre $t_j \to \infty$ és $x(t_j) \to x^*$ teljesül ($j \to \infty$). Az x pozitív határpontjainak halmazát x *pozitív határhalmazának* nevezzük és $\Lambda^+(x)$-szel jelöljük.

Az $f : \mathbb{R}^+ \times \Omega \to \mathbb{R}^n$ függvény $a > 0$-val vett *eltoltja:* $f_a(t, x) := f(t + a, x)$. Az f függvényt *aszimptotikusan autonómnak* nevezzük, ha létezik olyan $f^* : \Omega \to \mathbb{R}^n$ függvény, amelyre $f_a(t, x) \to f^*(x)$ ($a \to \infty$) egyenletesen $\mathbb{R}^+ \times \Omega$ minden kompakt részhalmazán. Az f^* függvényt *határfüggvénynek*, az $\dot{x} = f^*(x)$ egyenletet pedig *határegyenletnek* nevezzük.

Legyen $f(t, x)$ aszimptotikusan autonóm függvény. Az $F \subset \Omega$ halmaz *félig invariáns* az (5.5) egyenletre nézve, ha minden $(t_0, x_0) \in \mathbb{R}^+ \times F$-ra van legalább egy nem folytatható $x^* : (\alpha, \omega) \to \mathbb{R}^n$ megoldása az $\dot{x} = f^*(x)$ határegyenletnek $x^*(t_0) = x_0$-ra úgy, hogy $x^*(t) \in F$ minden $t \in (\alpha, \omega)$-ra. Legyen f aszimptotikusan autonóm. Ismert [14], hogy ekkor (5.5) tetszőleges x megoldására a $\Lambda^+(x) \cap \Omega$ határhalmaz félig invariáns.

Az 5.5. tétel bizonyításához a következő lemmákon keresztül jutunk:

5.7. Lemma. *Az* (5.6) *határegyenlet* $(\lambda^*, C/\lambda^*)$ *egyensúlyi helyzete aszimptotikusan stabil.*

Először linearizáljuk a rendszert a (lokális) aszimptotikus stabilitás igazolásához, majd megkonstruáljuk a

$$V(L, G) = \frac{1}{2}(L - \lambda^*)^2 - C \ln G + \lambda^* G - C + C \ln \frac{C}{\lambda^*}$$

Ljapunov-függvényt, és a LaSalle-féle invarianciaelv alkalmazásával igazoljuk, hogy az egyensúlyi helyzet globálisan aszimptotikusan stabil.

5.8. Lemma. *Az* (5.6) *határegyenlet* $(\lambda^*, C/\lambda^*)$ *egyensúlyi helyzete globálisan aszimptotikusan stabil a* $Q := \{(L,G) : L \geq 0, G > 0\}$ *síknegyedben.*

5.10. Lemma. *Létezik olyan* M *konstans, amelyre*

$$V(L(t), G(t)) \leq V(L(0), G(0)) + M \qquad (t \geq 0)$$

teljesül (5.4) *minden megoldására. Ezenkívül minden* $\varepsilon > 0$*-ra létezik* $\tau(\varepsilon) \geq 0$ *úgy, hogy ha* $t_0 \geq \tau(\varepsilon)$*, akkor* (5.4) *minden megoldására teljesül a*

$$V(L(t), G(t)) \leq V(L(t_0), G(t_0)) + \varepsilon \qquad (t \geq t_0)$$

egyenlőtlenség.

5.11. Lemma. $(\lambda^*, C/\lambda^*)$ *eventuálisan egyenletesen stabil pontja a nemautonóm* (5.4) *rendszernek.*

5.12. Lemma. $(\lambda^*, C/\lambda^*)$ *globálisan eventuálisan aszimptotikusan stabil pontja az eredeti nemautonóm* (5.4) *rendszernek.*

Az egyenletes stabilitási jelenségek a leggyakrabban megfigyelhető stabilitási tulajdonságok az alkalmazásokban. Pl. a lineáris rendszerek esetében az egyenletes aszimptotikus stabilitás az exponenciális aszimptotikus stabilitással egyenértékű, amely központi szerepet játszik az irányításelméletben.

Hivatkozások

[1] Castillo-Chavez, C., Thieme, H. R., *Asymptotically autonomous epidemic models*, in: O. Arino, D. Axelrod, M. Kimmel and M. Langlais (Eds.), Mathematical Population Dynamics: Analysis and Heterogeneity, vol. 1: Theory of Epidemics, Wuerz Publishing Ltd., Winnipeg, Canada, 1995, pp. 33–50.

[2] Djellit, I., Boukemara, I., Bifurcations and Attractors in Bogdanov Map, *Vis. Math.* **6**, No. 4 (2004)

[3] Dénes, A., Neimark-Sacker bifurcation in a discrete dynamical model of population genetics, *Electronic Journal of Qualitative Theory of Differential Equations, Proc. 8th Coll. Qualitative Theory of Diff. Equ.*, No. 6. (2008), 1–10.

[4] Dénes, A., Hatvani, L., Stachó, L. L., Eventual stability properties in a non-autonomous model of population dynamics, *Nonlinear Analysis* **73** (2010) 650–659.

[5] Dénes, A., Makay, G., Attractors and basins of dynamical systems, *Electronic Journal of Qualitative Theory of Differential Equations*, No. 20. (2011), 1–11.

[6] Hatvani, L., Toókos, F., Tusnády, G., A mutation-selection-recombination model in population genetics, *Dynam. Systems Appl.* **8** (2009), No. 2, 335–361.

[7] Hofbauer, S., Sigmund, K., *Evolutionary Games and Population Dynamics*, Cambridge University Press, 1998.

[8] Kulenović, M. R. S., Merino, O., *Discrete Dynamical Systems and Difference Equations with Mathematica*, Chapman & Hall/CRC, 2002.

[9] Kuznetsov, Y. A., *Elements of applied bifurcation theory*, Springer-Verlag, 1998.

[10] Lakshmikantham, V., Leela, S., *Differential and Integral Inequalities, vol. I, Mathematics in Science and Engineering*, vol. 55-I, Academic Press, New York, 1969.

[11] LaSalle, J. P., Stability theory for ordinary differential equations, *J. Differential Equations*, **4** (1968) 57–65.

[12] Mboko, S. K., Kohda, M., Hori, M., Asymmetry of mouth-opening of a small herbivorous cichlid fish *Telmatochromis temporalis* in lake Tanganyika, *Zoological Science*, **15** (1998) 405–408.

[13] Nusse, H. E., Yorke, J. A., *Dynamics: Numerical Explorations*, Springer-Verlag, 1998.

[14] Rouche, N., Habets, P., Laloy, M., *Stability Theory by Liapunov's Direct Method*, Applied Mathematical Sciences, vol. 22, Springer-Verlag, New York-Heidelberg, 1977.

[15] Thieme, H. R., Asymptotically autonomous differential equations in the plane, *20th Midwest ODE Meeting (Iowa City, IA, 1991), Rocky Mountain J. Math.* **24** (1994) 351–380.

[16] Tusnády G., Mutáció és szelekció, *Magyar Tudomány* **42** (1997), 792–805.

[17] Yoshizawa, T., *Stability Theory by Liapunov's Second Method*, The Mathematical Society of Japan, Tokyo, 1966.

Társszerzői nyilatkozat

Kijelentem, hogy ismerem Dénes Attila Ph. D. fokozatra pályázó Populációdinamikai rendszerek elméleti és számítógépes stabilitásvizsgálata című disszertációját, amelyet a Szegedi Tudományegyetemre nyújt be.
A következő cikkből felhasznált eredményekben a pályázó hozzájárulása meghatározó volt:

Dénes, A., Hatvani, L., Stachó, L. L., Eventual stability properties in a non-autonomous model of population dynamics, *Nonlinear Analysis* **73** (2010) 650–659.

Dénes Attila hozzájárulása ehhez a cikkhez 33%.

Kijelentem, hogy ezeket az eredményeket nem használtam fel, és nem is fogom felhasználni tudományos fokozat megszerzéséhez.

Szeged, 2011. március 21.

Dr. Hatvani László
Szegedi Tudományegyetem
egyetemi tanár

Dr. Stachó László
Szegedi Tudományegyetem
egyetemi docens

Társszerzői nyilatkozat

Kijelentem, hogy ismerem Dénes Attila Ph. D. fokozatra pályázó Populációdinamikai rendszerek elméleti és számítógépes stabilitásvizsgálata című disszertációját, amelyet a Szegedi Tudományegyetemre nyújt be.
A következő cikkből felhasznált eredményekben a pályázó hozzájárulása meghatározó volt:

> Dénes, A., Makay, G., Attractors and basins of dynamical systems, *Electronic Journal of Qualitative Theory of Differential Equations*, No. 20. (2011), 1–11.
>
> Dénes Attila hozzájárulása ehhez a cikkhez 75%.

Kijelentem, hogy ezeket az eredményeket nem használtam fel, és nem is fogom felhasználni tudományos fokozat megszerzéséhez.

Szeged 2011. március 21.

Dr. Makay Géza
Szegedi Tudományegyetem
egyetemi docens